Die Konjugation von Didinium nasutum O.F.M.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät, Sektion II

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hans Prandtl
aus München

am 28. Januar 1906.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1906.

Die Konjugation von Didinium nasutum O.F.M.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät, Sektion II

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hans Prandtl
aus München

am 28. Januar 1906.

[illegible]

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1906.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552318_0101

Material.

Im Frühjahr 1904 traten in den Didinienkulturen des Münchner zoologischen Instituts einzelne Konjugationen dieser Art auf, welche eine ganz merkwürdige Strahlung im Centrum der Tiere aufwiesen. Da Strahlungserscheinungen bisher bei Infusorien auch während der Konjugation nicht beobachtet worden sind, versuchte ich, über die Bedeutung derselben bei den Didinien ins klare zu kommen. Es galt dabei zunächst, reicheres Material zu gewinnen und zu diesem Zweck ein Verfahren ausfindig zu machen, das gestattet, Konjugationen in größerer Menge zu züchten. Schon früher hatten Maupas, R. Hertwig und Prowazek bei den verschiedensten Infusorienarten dadurch Konjugation erzielt, daß sie die Tiere nach Perioden starker Vermehrung in Hungerkulturen versetzten. R. Hertwig (03) fand ferner bei Dileptus, daß die Konjugationsepidemien bei fortgesetzter Kultur an Intensität zunahmen und kurz vor dem Eintritt von tiefen Depressionszuständen ihren Höhepunkt erreichten. Als Ursache der Depression hatte Hertwig (04) an Actinosphaerium das übermäßige Wachstum des Kerns im Verhältnis zum Protoplasma durch starke Fütterung nachweisen können. Er glaubt deshalb die Ursache der Konjugation in dem durch starke Fütterung bedingten übermäßigen Wachstum des Hauptkerns erblicken zu müssen.

Ein weiteres Resultat der Hertwig'schen Forschungen, daß die Zelle normalerweise bei hoher Temperatur im Verhältnis zum Proto-

plasma einen viel kleineren Kern besitze als bei niederer Temperatur, legte mir folgende Überlegung nahe: Bringt man Tiere, die einige Zeit in Zimmertemperatur stark gefüttert wurden und hierdurch eine Größenzunahme ihrer Kerne erfahren haben, plötzlich in einen Brutofen von etwa 25° C, so haben die Tiere für diese Temperatur viel zu große Kerne. Gesellt man der Temperaturerhöhung noch Hunger bei, so ist den Tieren die Möglichkeit erschwert, das große Mißverhältnis von Kern und Protoplasma durch Stoffaufnahme zu regulieren. Sie sind künstlich an den Rand einer Depression gebracht. Sie werden nur durch eine große Umwälzung im Kernapparat imstande sein, zum normalen Zustand zurückzukehren, und dies geschieht wohl am gründlichsten durch Konjugation.

Nach 14tägiger starker Fütterung mit Paramaecium caudatum gelang es mir wirklich, bei Didinium mittels Abzweigung von Wärmehungerkulturen zahlreiche Konjugationen zu erzielen. Nach ungefähr einer Woche, während der sich die Kultur sehr stark vermehrte, erlosch die Konjugationsneigung und statt dessen trat bei den weiter angesetzten Wärmehungerkulturen Encystierung der Tiere ein, ein Prozeß, bei dem ja ebenfalls wie bei der Konjugation eine Reduktion des Kernapparates erzielt wird. Dieselben Resultate erhielt ich einige Monate später mit Dileptus. Die Konjugationen traten immer während des frühen Morgens auf, eine Eigenheit, die schon Maupas betont. Der Versuch setzt natürlich die Kenntnis der besten Futter- und Temperaturbedingungen für die Tiere voraus. Werden die Tiere zu lange in starker Fütterung gehalten, so erzielt man bei Übertragung in die Wärme sofort Depression und häufig stirbt dann die ganze Kultur in kürzester Zeit ab, während die anderen, zufällig mit übertragenen Infusorienarten sich lebhaft vermehren. Für den Versuch sehr ungünstig ist die Sommerzeit wegen der Schwierigkeit, einen genügenden Temperaturunterschied einzuhalten. Einen großen Nachteil der mittels Wärme gezüchteten Konjugationen möchte ich auch erwähnen, daß man sie nämlich im Leben unter dem Mikroskop nur auf geheiztem Objekttisch untersuchen kann, um pathologische Vorgänge zu vermeiden.

Zur Konservierung wurde Sublimat, Flemming'sche Lösung und hauptsächlich Pikrinessigsäure verwandt. Bei letzterer traten zwar um den Kern kleine Schrumpfungen auf, dafür werden aber die Kernstrukturen sehr schön erhalten. Aufbewahrt wurde das Material in Nelkenöl, untersucht hauptsächlich auf Schnitten von 5 μ, welche meist nach der Heidenhain'schen Methode gefärbt wurden, da am ganzen Tier in Nelkenölpräparaten wegen seiner kugligen Gestalt

und wegen der vielen Plasmaeinschlüsse von den chromatinarmen Nebenkernen wenig zu sehen war. Bezüglich der Anwendung der Heidenhain'schen Methode möchte ich bemerken, daß ich sehr gute Resultate bei stark abgekürztem Verfahren (etwa $^1/_2$ Stunde in Hämatoxylin) erzielte, besonders zur Untersuchung der Plasmastrahlung. Zur Nachprüfung der Resultate wurden sämtliche Präparate genau nach der Heidenhain'schen Vorschrift nachgefärbt, ohne daß dadurch wesentlich Neues zutage gefördert wurde, nur daß die Plasmastrahlungen infolge der Bräunung sehr an Deutlichkeit verloren. Von einer Untersuchung am lebenden Tier wurde Abstand genommen.

Ich möchte nicht versäumen, meinem gütigen Lehrer, Herrn Professor Richard Hertwig, dem ich so unendlichen Dank schulde, sowie Herrn Privatdozent Dr. R. Goldschmidt für ihre freundliche Unterstützung bei der Arbeit hiermit bestens zu danken.

Einleitung der Konjugation.

Konjugationen von Didinium wurden bereits von Balbiani (81) beobachtet. Er bringt hierüber nur die kurze Notiz, daß sich die Tiere terminal mit dem Cytostom miteinander verbinden, sich aber im Laufe der Konjugation mehr mit den Längsseiten aneinander legen, ohne dabei die Mundverbindung aufzugeben. Maupas (89) sah aus einem Didinium nasutum durch rasch aufeinanderfolgende viermalige Teilung 16 kleine Sprößlinge hervorgehen, welche in der bereits von Balbiani beschriebenen Weise untereinander konjugierten. An Größenmaßen gibt Maupas für das Muttertier 160 : 120 μ an, für die Sprößlinge 88 : 80 μ. Sie blieben 18—19 Stunden vereinigt bei einer Temperatur von 17—18°. Bei meinen Wärmekulturen dauerte diese Zeit etwa halb so lange.

Die viermalige Teilung vor der Konjugation nachzuprüfen versäumte ich leider. Maupas selbst konnte bei anderen Infusorienarten meist nur zwei solcher Teilungen konstatieren, und auch R. Hertwig (03) gibt für Dileptus zwei „Hungerteilungen“ an. Allerdings verlaufen bei Didinium nasutum sämtliche Lebensprozesse mit ungeheurer Vehemenz. So ist es z. B. gar keine Seltenheit, daß die Tiere bei starker Fütterung innerhalb von 14 Tagen ihrer unglaublichen Gefräßigkeit erliegen und unter typischen Degenerationserscheinungen zugrunde gehen.

Einen Längsschnitt durch zwei frisch konjugierte Tiere gibt Textfigur 1. Ein Tier liegt ziemlich genau in der Verlängerung der Längsachse des anderen, während sich später eine immer stärkere

Knickung bemerkbar macht. Die Tiere auf dem Konjugationsstadium sind wegen ihrer geringen Größe durchsichtiger als die gewöhnlichen Tiere und erscheinen deshalb bei auffallendem Licht schmutzig weiß entgegen den anderen intensiv weißen Tieren. Außerdem machen sie sich durch ihr ungeschicktes Überschlagen beim Schwimmen leicht bemerkbar, da die Didinien sonst äußerst rasch in ruckweisen Bewegungen dahinschießen.

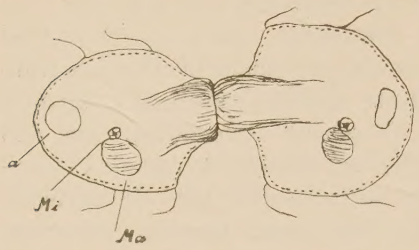

Fig. 1. Zwei frisch konjugierte Tiere. *Ma* Hauptkern, *Mi* Nebenkern, *a* Aftervac.

Da das normale Aussehen von Didinium nasutum erst kürzlich ausführlich von K. Thon (05) beschrieben wurde, möchte ich nur einiges über die Nebenkerne erwähnen, die Thon bei seiner Untersuchung nicht finden konnte. Ihre Zahl ist nicht ganz konstant, doch sind meist zwei oder drei vorhanden. Ich zählte aber auch bis zu acht, ohne daß deshalb der Hauptkern immer die pathologischen Veränderungen zeigte, die ich in meiner vorläufigen Mitteilung als mutmaßlichen Grund für das Vorkommen großer Nebenkernzahlen angab. Sie sind außerordentlich klein (2,6—4 μ), meist kugelförmig und scheinen mit dem Hauptkern verbunden zu sein, an den sie stets eng angeschmiegt sind, und zwar gewöhnlich auf der Innenseite der Knickung des Hauptkerns. In einem Falle sah ich einen Nebenkern, der sich mit einem hakenförmigen Fortsatz in den Hauptkern gewissermaßen verankerte. Das Chromatin ist meist zu einem Klumpen zusammengeballt und durch wenige Gerüstfäden nach allen Seiten hin mit der Membran verbunden (Taf. IX Fig. 1). Die wenigen Teilungsspindeln, die ich beobachten konnte, waren stets so orientiert, daß sich einer der beiden Spindelpole im Hauptkern verlor (Fig. 2). Die Spindelgröße beträgt etwa 7,8 μ. Die Ausbildung der Spindel scheint bei der Teilung, abgesehen von geringeren Dimensionen, ebenso zustande zu kommen wie bei den Reifeteilungen, bei denen wir diesen Vorgang näher verfolgen werden. Eine Zählung der Chromosomen war unmöglich, da sie sehr dicht aneinander gedrängt sind. Der Hauptkern zeigte während der Nebenkernteilung noch keine Veränderungen seiner Ruhelage.

Die Reifeteilungen.

Über den Verlauf der Konjugation von Didinium nasutum stellte Maupas aus Material- und Zeitmangel keine Untersuchungen an.

Er tötete seine Tiere erst nach der Beendigung der Konjugation ab, fand zwei Haupt- und zwei Nebenkernanlagen und glaubt auf Grund dieses Befundes, daß der ganze Befruchtungsprozeß nach dem von ihm aufgestellten Schema verlaufe. Andere Untersuchungen über die Konjugation von Didinium sind mir nicht bekannt geworden. Ich sehe mich daher veranlaßt, die Vorgänge etwas genauer zu schildern.

Die Nebenkerne scheinen sehr bald nach der Vereinigung der Tiere anzuschwellen, da ich in meinem sehr umfangreichen Material nur selten konjugierte Tiere mit noch unverändertem Habitus vorfand. Bei Tieren mit zwei oder drei Nebenkernen machen diese sämtlich die Reifeteilungen mit, bei Tieren mit einer größeren Anzahl dagegen nicht, wie mir ein Präparat zweier frisch konjugierter Tiere zu beweisen scheint, von denen eins neben mehreren kleinen Nebenkernen von gewöhnlichem Aussehen zwei bis zur Teilungsgröße herangewachsene aufweist. Während der Größenzunahme verteilt sich das Chromatin in feinen Körnchen gleichmäßig im ganzen Retikulum, es werden ein bis zwei Nukleoli mit Vakuolen sichtbar, von denen man bisher nichts wahrnahm. Das achromatische Gerüst, das beim Nebenkern sonst nur aus wenigen Fädchen besteht, wächst zu einem sehr dichten, mit Eisenalaun-Hämatoxylin schwach blau färbbaren Maschenwerk heran. Im Verlaufe dieses Prozesses entfernen sich die Nebenkerne allmählich vom Hauptkern. Fig. 3 bezieht sich auf ein sehr frühzeitiges Konjugationsstadium. Die der Konjugation vorausgehende Hungerteilung kann noch nicht lange abgelaufen sein, denn die Nukleolarsubstanz des Hauptkerns zeigt noch Reste der dendritischen Figuren, zu denen sie bei der Teilung zusammenströmt. Im Nebenkern beginnt das Chromatin sich zu lockern. Ob die hellen Stellen in seinem Innern entstehende Nukleoli sind, kann ich nicht entscheiden. Auf Fig. 4 ist das Chromatin bereits im ganzen Retikulum des heranwachsenden Kerns verteilt, zwei Nukleoli mit Vakuolen sind deutlich sichtbar geworden. Der größte gemessene Durchmesser des Kerns vor der ersten Reifeteilung betrug 9 μ.

Die nun folgende Ausbildung der Spindelform verläuft bei sämtlichen Teilungen, sowohl vor wie nach der Befruchtung, in gleicher Weise. Alles Chromatin wird in feinen Körnchen wieder auf einem Punkt in der Nähe der Kernwand konzentriert, und es strecken sich von hier erst wenige, dann immer mehr Fäden des Liningerüstes nach der gegenüberliegenden Membranseite, hier einen Pol ausbildend. (Fig. 5 stellt einen Schrägschnitt dar, auf dem der Pol nach oben

gekehrt liegt.) Die Spindelfasern werden somit aus dem Kernretikulum gebildet. Anfangs wird der Pol ziemlich breit angelegt, die Spindelfasern treffen nicht genau auf einem Punkte zusammen. Während nun das Chromatin in feinen Körnchenreihen auf den Spindelfasern entlang gleitet, strecken letztere sich gleichzeitig durch den ganzen Kern und bilden so den zweiten Pol aus (Fig. 6). Da auch dieser Pol anfangs etwas breit angelegt wird, während zur selben Zeit der andere sich schon zugespitzt hat, trifft man auf diesen frühen Spindelstadien häufig heteropole Spindeln. Es bleiben aber auch noch fast bis zum Stadium der Äquatorialplatte, besonders in der Gegend der Pole, netzförmige Fasern bestehen. Schließlich verschwinden gleichzeitig mit der starken Streckung der Längsfasern alle queren Anastomosen. In der Mitte der Spindel angelangt, verdichten sich die Körnchenreihen zu kleinen ovalen Chromosomen. Die Zahl derselben beträgt 16. Ihre Zählung ist mit vielen Schwierigkeiten verknüpft; sie sind sehr klein und dicht zusammengedrängt, auch haben sie nur kurzen Bestand, da sie erst kurz vor der Teilung gebildet werden. Ferner entstehen sie nicht alle gleichzeitig; einige können schon formiert sein, während andere noch in Bildung begriffen sind. Derartige Stadien können bei flüchtiger Betrachtung zu der falschen Meinung führen, die Chromosomen seien verschieden groß. Wegen dieser Schwierigkeiten, welche sich dem Zählen entgegensetzen, kann ich nicht mit voller Sicherheit sagen, ob die Zahl 16 ganz konstant ist. Eins der wenigen günstigen Bilder ist in Fig. 7 dargestellt, die dem gleichen Tier wie Fig. 6 entnommen ist. Man trifft die verschiedenen Kerne eines und desselben Tieres nämlich fast nie auf dem gleichen Stadium der Teilung, wie auch die beiden Konjuganten fast nie auf dem gleichen Stadium stehen. Außer den die Chromosomen tragenden Spindelfasern sieht man stets auch noch leere Fasern von Pol zu Pol ziehen. Die Spindellänge auf dem Stadium der Äquatorialplatte beträgt 9 μ. Die Chromosomen teilen sich (ob quer oder längs, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen) und die Tochterplatten rücken auseinander. Die zahlreichen Verbindungsfasern erscheinen anfangs gekrümmt und locker (Fig. 8), allmählich beim weiteren Auseinanderrücken der Tochterkerne wachsen sie zu einem dichten, starren, mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbten Strang aus (Fig. 9), dessen Fasern wohl durch Verkleben mehrerer Spindelfasern zustande gekommen sind. Ein solches Verkleben der Spindelfasern nimmt auch R. Hertwig für Paramaecium aurelia an. Aus wievielen Fasern er besteht, konnte ich bei der ersten Reifeteilung nicht ermitteln. Die Ausbildung eines

Mittelstücks, die bei so vielen Infusorien besonders von Maupas beobachtet wurde, unterbleibt bei Didinium, der Verbindungsstrang läuft gleichmäßig dick von einem Kern zum anderen. Er wird auch nicht homogenisiert, sondern bleibt stets faserig. In frühen Perioden der Metaphasen gewinnt die Spindel manchmal durch Krümmung ihrer Achse ein etwas sichelförmiges Aussehen. Sowie jedoch die Verbindungsfasern sich zu einem einheitlichen Strang zusammenschließen, runden sich die Pole ab, und die Tochterkerne nehmen etwa die Gestalt einer Birne an, deren dickes Ende die dicht zusammengedrängte chromatische Substanz einnimmt. Das Zählen der Chromosomen ist auch hier wegen ihrer dichten Lagerung nur selten möglich. Jedes Chromosom scheint einem Faden des Verbindungsstrangs unmittelbar aufzusitzen. Vom Verbindungsstrang aus bildet sich auch das Kernretikulum wieder neu. Man sieht zuerst wenige zarte Fäden zur Kernwand ziehen, bis sie allmählich wieder ein feines Netzwerk bilden. Die Kernmembran bleibt während des ganzen Teilungsvorganges erhalten. Sie zieht sich mit dem Verbindungsstrang aus, läßt sich aber nur äußerst schwer verfolgen, außer wenn sie, wie auf Textfig. 2, infolge schlechter Konservierung sich abgelöst

Fig. 2. Kernmembran zieht sich bei der Teilung mit aus. Erste Teilung nach der Befruchtung.

hat. Schließlich reißt der Mittelstrang an den nunmehr vollkommen abgerundeten Tochterkernen ab und wird vom Plasma resorbiert. Er verschwindet bald nach Beendigung der Teilung spurlos. Ob Teile des Stranges auch mit in die Tochterkerne aufgenommen werden, konnte ich bei der ersten Reifeteilung nicht sicher konstatieren. Zum Schluß seines Längenwachstums erleidet der Verbindungsstrang oft Krümmungen, besonders knickt er an der Basis der Tochterkerne gern ab.

Der Nukleolus verhält sich während des ganzen Teilungsvorganges anscheinend völlig passiv. Während des Äquatorialplattenstadiums findet man ihn meist in der Nähe eines Poles. Er teilt sich nicht mit, und infolgedessen enthält nur je ein Tochterkern einen Nukleolus. Zur Kontrolle sah ich die acht Nebenkerne eines Tieres durch, die aus der zweiten Reifeteilung hervorgegangen waren, und fand auch nur in zweien einen Nukleolus. Besaß ein Tochterkern zwei Nukleoli,

so können sie auf beide Tochterkerne verteilt werden, wie Fig 8 zeigt. Dafür, daß der Nukleolus eine rein passive Rolle bei der Teilung spielt, sehe ich einen Beweis in dem Umstand, daß er, obwohl er zu Beginn der Teilung an einem Pole liegt, auf späteren Teilungsstadien von den Chromosomen überholt wird (Fig. 9, 17).

Nach der ersten Teilung machen die Kerne, meist vier bzw. sechs an Zahl, wieder eine Wachstumsperiode durch, während der das Chromatin gleichmäßig im Retikulum zerstreut liegt (Fig. 11). Die nunmehr folgende Ausbildung der Äquatorialplatte geht in ganz der gleichen Weise vor sich, wie bei der ersten Reifeteilung (Fig. 12, 13, 14). Die Spindelgröße bei der zweiten Reifeteilung wurde als einigermaßen inkonstant befunden, sie schwankt zwischen 7,2 und 9 μ. Der Grund zu diesem Größenunterschied scheint mir in der verschiedenen Zahl der sich teilenden Nebenkerne zu liegen. Die Bildung der Tochterplatten geschieht nicht wie bei der ersten Teilung durch Teilung der Chromosomen, sondern je acht ganze Chromosomen wandern nach einem Pol. Ich schließe dies aus den in den Fig. 15 (rechte Spindel) und 16 wiedergegebenen Präparaten, zwischen denen ich kein Mittelstadium erhalten konnte. Daß Fig. 15 nicht allenfalls ein Vorbereitungsstadium zur Äquatorialplatte, sondern eine Teilung derselben bedeutet, scheint mir außer der fertigen Ausbildung der Chromosomen auch das Aussehen der Spindelpole zu beweisen, die bereits beide spitz sind, was bei einem Vorbereitungsstadium nicht der Fall wäre. Ich wüßte auch keinen anderen Vermittlungsweg zwischen den Fig. 14, 16 und 17 anzugeben. An dem bei dieser Teilung schon etwas stärker als bei der ersten Reifeteilung auftretenden Verbindungsstrang glaube ich mit ziemlicher Sicherheit nur 8 Fäden zählen zu können (Fig. 17). Die resultierenden Tochterkerne kehren abermals zu einem Ruhestadium zurück.

Ich bin auf den ganzen Teilungsvorgang des Nebenkerns von Didinium etwas näher eingegangen, da er sich von den bisher beschriebenen Formen nicht unerheblich unterscheidet. Die Ausbildung eines Nukleolus erwähnt nur Maupas bei Euplotes patella. Nach ihm entsteht er dort nach der ersten Reifeteilung während des Anschwellens der Nebenkerne in exzentrischer Lage. Über sein ferneres Verhalten sind keine Angaben zu finden. Abbildungen davon finden sich auf seiner Taf. XIX Fig. 11 e u. 12 b und Taf. XX Fig. 12. Auch bei Actinosphaerium treten nach den Hertwig'schen

Untersuchungen bei den Reifeteilungen echte Nukleoli auf, bei anderen Teilungen dagegen niemals.

Eine Chromosomenreduktion konnte bei Infusorien bisher noch nicht nachgewiesen werden. Die lange Erfolglosigkeit erklärt sich wohl daraus, daß viele Infusorienarten eine zu große Anzahl von Chromosomen besitzen, oder daß keine typischen Chromosomen zustande kommen. Außerdem hat eigentümlicherweise seit Maupas, Bütschli und Hertwig niemand mehr den ganzen Konjugationsprozeß bei einer Art genau verfolgt, außer Hamburger (04) bei Paramaecium bursaria, das aber bezüglich der Reduktionsfrage wegen der großen Anzahl von Chromosomen keine positiven Resultate liefern konnte. Am weitesten gelangte hier R. Hertwig. An den Geschlechtskernen von Paramaecium aurelia, welche aus der dritten Teilung hervorgegangen sind und kurz vor der Befruchtung in Spindelform übergehen, machte er folgende Beobachtung: „Zählt man jetzt die Fasern auf dem optischen Längsschnitt, so findet man nur 4 – 6 und entsprechend so viele Chromatinelemente; im Vergleich zu früher hat somit eine Reduktion der Spindelfasern etwa auf die Hälfte stattgefunden."

In anderen Protozoenordnungen konnte ich Angaben über Chromosomenreduktion nur bei Flagellaten finden, und zwar wurde sie dort gleichzeitig von Schaudinn (04) und Prowazek (04) beschrieben. Schaudinn wies sie an Trypanosoma noctuae und Spirochaete ziemanni nach. Von ersterem beschreibt er den Vorgang kurz folgendermaßen: „Vor der Befruchtung wird durch eine Reihe komplizierter Reifungsvorgänge unter Bildung von Vierergruppen, die dann bei den Reduktionsteilungen aufgeteilt werden, bei beiden Geschlechtern die Normalzahl der Chromosomen von 8 auf 4 reduziert." Spirochaete verhält sich ebenso, nur beträgt dort die Normalzahl der Chromosomen 16. Nach Prowazek wird bei Herpetomonas, Trypanosoma lewisi und Trypanosoma brucei die Chromosomenzahl nach demselben Modus von 8 auf 4 reduziert.

Der an Didinium geschilderte Reduktionsvorgang, theoretisch bereits von Weismann gefordert, wurde in der Praxis bisher nur von R. Goldschmidt (05) an Zoogonus mirus beobachtet. Die erste Reifeteilung ist dort eine gewöhnliche Äquationsteilung wie bei Didinium, bei der zweiten werden die zehn Chromosomen der Äquatorialplatte auf die beiden Tochterplatten verteilt, so daß jede derselben fünf hat.

Teilung des Geschlechtskerns und Befruchtung.

Die Teilungsgröße der Nebenkernspindeln bei der dritten, zur Bildung des männlichen und weiblichen Kerns führenden Teilung ist sehr verschieden und scheint davon abzuhängen, ob viele Nebenkerne die Teilung noch mitmachen oder ob die Mehrzahl derselben schon vorher zugrunde geht. Es herrscht hier absolut keine Konstanz. Man trifft daher die verschiedensten Kernzahlen, bis zu etwa 20, im Laufe dieser Teilung. Je mehr Kerne erhalten bleiben, desto kleiner sind die betreffenden Spindeln. Die Spindellängen schwanken auf dem Äquatorialplattenstadium zwischen 8,5 und 9,8 μ. Bei Anwesenheit einer größeren Anzahl von Spindeln war es meist unmöglich, die zum Geschlechtskern werdende Spindel herauszufinden; machten dagegen nur wenige Kerne die dritte Teilung mit, so machte der Geschlechtskern sich leicht durch seine centrale Lage im Tier und eine im Verlauf der Spindelbildung sich immer mehr verstärkende Plasmastrahlung bemerkbar. Die Strahlung umgibt den ganzen Kern ziemlich gleichmäßig auf allen Seiten, die einzelnen Strahlen reichen bis unmittelbar an die Kernmembran. Hier besitzt auch das körnige Plasma eine erhöhte Färbbarkeit. Die Spindel des Geschlechtskerns stellt sich stets parallel der Längsachse des Tieres ein. Die Ausbildung der Spindel erfolgt wieder in der früher geschilderten Weise. Da das Chromatin zwischen der zweiten und dritten Teilung ein ganz bedeutendes Wachstum seiner Substanz erfahren hat, läßt sich das Zustandekommen der Chromosomen besser als bisher studieren. Wir sehen in Fig. 18 die Chromatinkörnchen eben im Begriff, sich zu Chromosomen zusammenzufügen, und zwar scheinen nicht nur die hintereinander liegenden Körnchen zu verkleben, sondern auch nebeneinander liegende, wie rechts in der Figur zu sehen ist. Das in der Mitte liegende achterförmige Chromosom hängt deutlich an zwei Spindelfasern. Die Teilung ist wieder eine Äquationsteilung wie die erste Reifeteilung, jedoch mit dem Unterschied, daß nur acht Chromosomen vorhanden sind (Fig. 19). Auf der gezeichneten Figur liegt vor dem Pol, der dem anderen Konjuganten zugewandt ist (er ist mit δ bezeichnet, weil diese Spindelhälfte den Wanderkern liefern wird), ein nukleolusartiger Körper. Ob er wirklich der ausgestoßene Nukleolus oder ein anderweitiger Plasmaeinschluß ist, kann ich nicht entscheiden. Niemals jedoch konnte ich auf späteren Stadien noch einen Nukleolus im Geschlechtskern finden. Die Verbindungsfasern bilden zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten anfangs einen ziemlich dicken Bauch

(Fig. 20). Auf dem gezeichneten Präparat konnte ich ihrer 14 sicher zählen. Bemerkenswert ist, daß die Strahlung nicht nur von den Polen, sondern von der ganzen Oberfläche des langgezogenen Kerns ausgeht. Fig. 21 zeigt uns die Verbindungsfäden zu einem Strang zusammengedrängt, der noch kräftiger ist als bei der zweiten Reifeteilung. Die Zahl der Fäden ist nur mehr sehr gering (8?). Die Strahlung hat sich beiden Tochterkernen in gleicher Weise mitgeteilt. Sie erstreckt sich aber nicht auf den Verbindungsstrang.

Die aus der Teilung resultierenden Tochterkerne gewinnen bald ein sehr verschiedenes Aussehen. Beim weiblichen Kern, der durch die Teilung keine Veränderung seiner Lage erfuhr, sondern genau in der Mitte des Tieres liegen blieb, konnte ich leider nicht verfolgen, ob beim Reißen des Verbindungsstranges Teile desselben in den Kern aufgenommen werden. Der Kern nimmt gleich nach der Loslösung vom Verbindungsstrang Kugelgestalt an und wächst sehr bedeutend unter stetiger Zunahme der Plasmastrahlung, welche Unregelmäßigkeiten insofern aufweist, als längere Strahlenbündel mit kürzeren abwechseln (Fig. 22). Muskelfibrillen, welche im Bereich der Strahlung liegen, stellen sich ebenfalls in deren Richtung ein. Es finden sich nämlich im Protoplasma zahlreiche solcher Fibrillen, die von der Zellmitte zum Rüssel und zu den beiden Wimperkränzen ziehen. Das Chromatin liegt manchmal nicht gleichmäßig im Kernnetz verteilt, sondern ich glaube statt dessen Körnchenreihen unterscheiden zu können, ohne aber deren Zahl feststellen zu können, zumal sich außer den Reihen immer noch vereinzelte Körnchen finden.

Der männliche Kern kommt zum Schluß der Teilung, wenn der Verbindungsstrang reißt, bis an die Grenze gegen das andere Tier zu liegen. Bis dahin hat die Strahlung um ihn denselben Charakter wie zu Beginn der Teilung beibehalten. Mit dem Reißen des Verbindungsstranges aber ändert sich plötzlich ihr Aussehen. Ich konnte das am besten für Kerne erkennen, welche wieder in das Plasma des Konjuganten zurücktraten, weil der männliche Kern des zweiten Konjuganten noch nicht weit genug entwickelt war, um den Kernaustausch zu ermöglichen. Man konnte dann gleichwohl noch männlichen und weiblichen Kern voneinander unterscheiden, weil der weibliche Kern die Beschaffenheit der Strahlung bewahrte, wie sie dem Mutterkern zukommt, während der männliche Kern die gleich zu beschreibenden Veränderungen der Strahlung erfahren hat. Der männliche Kern (Fig. 23) ist abgerundet, das Chromatin im Kernnetz fein verteilt. Ein Rest des Verbindungsstranges hat sich an der

Kernmembran erhalten, seine Fasern gehen allmählich ins Kerngerüst über. Seine Ansatzstelle am Kern ist meist durch eine schwache Vertiefung und kleine Unebenheiten in dieser ausgezeichnet. Das Reststück hat die intensive Färbbarkeit des Verbindungsstranges beibehalten. Rings ist der Kern von einer starken Plasmastrahlung umgeben, die ein völlig anderes Aussehen gegenüber dem des weiblichen Kerns angenommen hat. Die Strahlen sind viel zarter und dichter, aber auch nicht so lang wie bei jenem. Sie umgeben den Kern nicht gleichmäßig von allen Seiten. Während die Strahlung an der dem Reststück gegenüberliegenden Membranwand dieser unmittelbar ansitzt, hat sich auf der anderen Seite zwischen Kernmembran und Strahlung eine Kalotte homogenen, kaum färbbaren Protoplasmas gebildet, die an der Stelle des Reststücks ihren größten Durchmesser besitzt. In der unmittelbaren Umgebung des Reststücks hat sie häufig eine schmutzig graue Färbung. Es könnte diese Erscheinung aber allenfalls durch Schrumpfung hervorgerufen sein. Die Grenze zwischen der homogenen Plasmakalotte und der Strahlung wird durch einen dunklen Saum gezogen, der ebenso wie die Strahlung in der dem Reststück gegenüberliegenden Gegend am stärksten entwickelt ist. Über die Entstehung des dunklen Saumes mag vielleicht Fig. 24 einigen Aufschluß geben. Wir sehen den männlichen Kern auf einem Horizontalschnitt durch das Tier in der Rüsselgegend. Die Strahlen biegen an der Grenze

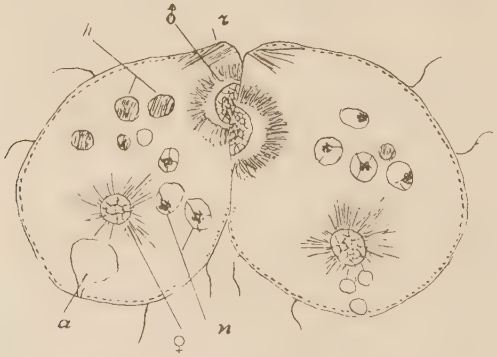

Fig. 3. Beide Tiere reif zur Befruchtung. *a* After vac., *h* zerfallener Hauptkern, *n* zugrunde gehende Nebenkerne, *r* Reusenapparat.

gegen das homogene Plasma zu alle um und erzeugen durch das Aneinanderlegen den Saum. Der Kern selbst ist in Umwandlung zur Spindel begriffen.

Sind in beiden Tieren die Geschlechtskerne zu ihrer vollen

Größe herangewachsen, so drängen die Wanderkerne immer mehr gegen die trennende Scheidewand, welche sich bis zu diesem Stadium vollkommen erhalten hat. Ein Übersichtsbild dieses Stadiums gibt Textfig. 3. Die Rüssel der Tiere sind sehr stark ausgeweitet, und so ist die beiden gemeinsame Fläche bedeutend vergrößert worden. Fig. 25 zeigt uns den Wanderkern so gegen die Zellwand drückend, daß sie sich vor ihm einbuchtet. Im übrigen bilden auf dem gezeichneten Präparat die Chromatinkörnchen die gleichen Reihen, wie dies bereits vom weiblichen Kern geschildert wurde, ließen sich aber ebenfalls wegen ihres wirren Durcheinandergreifens und vereinzelter, den Reihen nicht angeschlossener Körnchen nicht zählen. Die Strahlung ist wie immer gegenüber dem Verbindungsstrang am stärksten ausgebildet und nimmt nach den Seiten zu ab. In Fig. 26 hat der Kern eben die Membran durchbrochen, er hat sich schon zur Hälfte durch den Riß durchgebohrt. Eigentümlich ist das Aussehen des Chromatins. Es ist in wenigen (8?) groben Klumpen zusammengeballt, in denen man die Chromosomen zu erblicken glaubt, aber wieder wirken kleine dazwischengestreute Chromatinkörnchen störend. Die klumpige Anordnung des Chromatins konnte ich beim weiblichen Kern niemals beobachten, beim männlichen dagegen öfters. Im Verlauf des Übertritts wird gewöhnlich das Reststück des Verbindungsstranges immer weniger sichtbar (in Fig. 26 ist es merkwürdig lange erhalten), und im gleichen Maße schwindet die homogene Plasmaschicht innerhalb der Strahlung, die also immer näher an die Kernmembran heranrückt, dabei ihr früheres Aussehen beibehaltend. Ich sah manchmal männliche Kerne, bei denen die Strahlung direkt an der Kernmembran ansaß. In solchen Fällen ließ sich nie auch nur eine Spur des Reststücks finden. Schließlich sah ich auch vor dem Übertritt stehende Wanderkerne ohne Reststück, bei denen die Strahlung der um den weiblichen Kern wieder völlig gleich war.

Der Kernübertritt muß sehr rasch erfolgen, da es mir trotz des sehr reichlichen Materials nur zweimal gelang, den männlichen Kern halb im Mutter-, halb im anderen Tier zu finden. An Kernen, die eben übergetreten sind und sich wieder abgerundet haben, ist keine Spur des Reststücks zu finden. Nur bei einem saß am hinteren Kernende ein kleiner Höcker. Die geplatzte Pellicula schließt sich gleich wieder, ebenso erlischt auch die Strahlung sofort nach dem Übertritt. Im anderen Konjuganten erzeugt der übergetretene Kern nicht die geringste Strahlung. Der Kernübertritt erfolgt fast zu gleicher Zeit in beiden Tieren. Dies ist das einzige Stadium,

auf dem beide Konjuganten auf ziemlich gleichem Stadium zu finden sind. Der männliche Kern scheint den weiblichen schnell zu erreichen, da ich nur selten Bilder erhielt, in denen die Vereinigung noch nicht erzielt war. Der männliche Kern drängt sich in den weiblichen gewissermaßen hinein (Fig. 27) und stört dabei dessen Strahlensphäre. Die Umwandlung beider Kerne zur Spindel erfolgt auf sehr verschiedenen Stadien der Vereinigung. Bald formt sich der männliche Kern noch im Muttertier zur Spindel um, wie in Fig. 24, bald ist er unmittelbar vor der Vereinigung mit dem weiblichen noch retikulär (Fig. 27). Umgekehrt kann der weibliche noch in Ruhe sein, während der männliche schon spindlig wird, oder sich umbilden, während der männliche noch keine Veränderungen zeigt (Fig. 27). In Fig. 28 ist die trennende Membran zwischen beiden Kernen geschwunden, die Kerne selbst sind noch deutlich voneinander zu unterscheiden. Der weibliche bildet sich zur Spindel um, im männlichen ist das Chromatin noch wie in Fig. 26 in wenigen Brocken angeordnet. Die Plasmastrahlung erstreckt sich nur auf die Oberfläche des weiblichen Teils des Befruchtungskerns.

Beide Kernelemente bilden nun die Befruchtungsspindel, in der oft noch beiderlei Elemente leicht auseinander zu halten sind. In Fig. 29 bilden sie innerhalb einer gemeinschaftlichen Kernmembran zwei völlig getrennte Spindeln, die weibliche liegt in einem Winkel über der männlichen. Die Spindeln stehen mit der Kernmembran durch feine Gerüstfäden in Verbindung. Die Plasmastrahlung ist fast ganz erloschen. Nur in seltenen Fällen ist sie noch kräftig erhalten. Auf dem Äquatorialplattenstadium schließen beide Spindeln in vielen Fällen fest aneinander, so daß man eine Zusammensetzung aus zwei Teilen nicht mehr unterscheiden kann (Fig. 30). Die Spindel ist sehr bauchig und hat neben den Chromatin tragenden Fasern ringsum noch viele leere. Noch häufiger aber kommt es vor, daß die feste Vereinigung der Pole nur an einem Ende erreicht wird, während am anderen Spindelende die Pole divergieren (Fig. 31). Zwischen den divergierenden Polen ist noch ein zartes Netzwerk gelagert. Die Trennung der Pole kann auch nach der Teilung der Chromosomen (nunmehr wieder 16) in die Tochterplatten aufrecht erhalten bleiben (Fig. 32). Die Spindel liegt meist quer zur Längsachse des Tieres. Der bei dieser Teilung gebildete Verbindungsstrang steht hinter dem der letzten Teilung vor der Befruchtung an kräftiger Ausbildung keineswegs zurück (Fig. 33). Diese scheint stets im gleichen Verhältnis zur Größe des sich teilenden Kerns zu stehen.

Ich möchte hier noch einen Unterschied zwischen dem männlichen und weiblichen Geschlechtskern erwähnen, dessen Besprechung ich bis hierher verschieben mußte, um ihn durch die verschiedenen Stadien im Zusammenhang verfolgen zu können. Die Tochterkerne aus der dritten Teilung, die sich zu Geschlechtskernen weiter entwickeln sollen und die auf den Endstadien der Teilung noch völlig gleich erscheinen, haben schon in Fig. 21 durch verschieden starkes Wachstum eine verschiedene Größe erreicht. Die Maße des männlichen Kerns betragen 5,2 : 7,8 μ, die des weiblichen 7,2 : 9 μ. Auf späteren Stadien ließ sich der männliche Kern selten messen, da man ihn meist an der Zellmembran unregelmäßig abgeplattet findet. Bei den wenigen meßbaren Formen betrugen die Maße:[1]) ♂ 7,8 μ, ♀ 9 μ; ♂ 7,8 : 5,2 μ, ♀ 9 : 7,2 μ; ♂ 9,8 : 5,2 μ, ♀ 10,4 : 8,5 μ; ♂ 7,8 : 7,1 μ, ♀ 7,8 : 6,5 μ. Sehr schön sieht man den Größenunterschied der beiden Kerne Fig. 27. Die Befruchtungsspindeln in Fig. 29 ergeben folgende Maße: ♂ 6,5 : 4 μ, ♀ 9 : 7,8 μ. Die Größe der Befruchtungsspindel in Fig. 30 beträgt 11,7 : 13 μ; sie ist breiter als lang.

Eine gar nicht seltene Anomalie ist die bereits mehrfach beobachtete Konjugation von drei Tieren. Textfig. 4 stellt einen aus mehreren Schnitten rekonstruierten idealen Schnitt durch eine solche

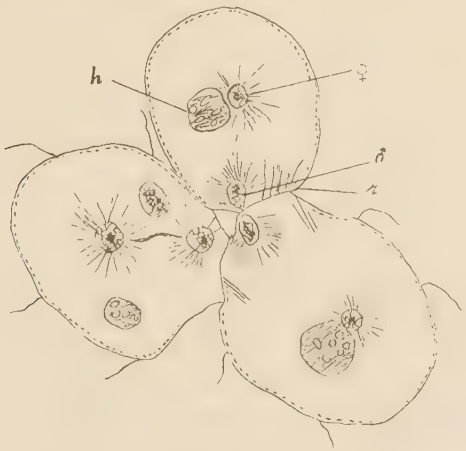

Fig. 4. Konjugation von drei Tieren. *h* alter Hauptkern, *r* Reusenapparat.

dar, bei der alle drei Tiere beide Geschlechtskerne entwickelt haben. Zur Befruchtung scheinen aber bloß das obere und das rechte untere

[1]) Wenn bei einem Kern nur eine Zahl angegeben ist, ist der betr. Kern rund. Bei ovalen Kernen sind Längen- und Breitendurchmesser angegeben.

Tier zu kommen, da das linke untere in der Entwicklung noch etwas zurück ist. Ich glaube, daß der dritte, nicht zur Befruchtung gelangende Konjugant sich dann bald von den beiden anderen Tieren lostrennt und allenfalls durch Parthenogenese zum normalen Zustand zurückkehrt, deren Möglichkeit R. Hertwig an Paramaecium aurelia nachwies. Zu dieser Annahme führten mich verschiedene merkwürdige Bilder. So sah ich ein nicht in Konjugation befindliches Tier, das zwei Geschlechtskerne besaß. Der im Centrum befindliche maß 7,8 : 7,2 μ, der exzentrische 5,2 μ. Letzterer zeigte keine Spur von einem Reststück des Verbindungsstranges und war von einer den weiblichen Kern charakterisierenden Strahlung umgeben, die um die männlichen Kerne bei sonst normalen Konjugationen gelegentlich vorkommt, wenn das Reststück verschwunden ist. Die innere Struktur war in beiden Kernen gleich. Augenscheinlich hatte sich das Tier aus der Konjugation losgelöst. Daß es nicht künstlich losgerissen war, bewies der geschlossene Rüssel. Ferner sah ich bei anderen, allerdings in Konjugation befindlichen Tieren, daß sich die Geschlechtskerne noch ein viertes Mal teilten. In einem solchen Falle war eben die Äquatorialplatte mit je 8 Chromosomen fertiggestellt. Die Spindel maß beim männlichen Kern 11,7 : 6,5 μ. Der weibliche ließ sich nur in der Breite messen, da die Spindel senkrecht durchschnitten war. Sie betrug 6,5 μ. Bei einem anderen Tier waren vier Geschlechtskerne fertig ausgebildet, sie maßen je 4,6 μ. Sämtliche vier hatten eine gleichwertige weibliche Strahlung, und keiner drängte sich gegen die Konjugationsfläche, obwohl zwei ihr ziemlich nahe lagen. Zwischen einem im Vorderende und einem im Centrum gelegenen Kern war noch das eben abgerissene Mittelstück zu sehen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß sich derartige Tiere durch Parthenogenese retten. Interessant wäre in diesem Fall der Einfluß der verminderten Chromosomenzahl auf den Habitus des Tieres. Befruchtung mit dem anderen Konjuganten scheint nicht einzutreten, da in beiden Tieren kein Kern Tendenz zeigt, gegen die trennende Pellicula zu drücken. Jedenfalls aber bestätigt das Vorkommen einer vierten Teilung die Hertwig'sche Behauptung, daß durch die Reifeteilungen die Teilungsfähigkeit der Kerne nicht erloschen ist.

Der Zerfall des alten Hauptkerns ist gleichzeitig mit dem Befruchtungsakt vollkommen beendigt. Bei der ersten Reifeteilung konnte man an ihm noch keine merklichen Veränderungen wahrnehmen, aber schon im Laufe der zweiten und besonders der dritten Teilung werden die Nukleoli, deren Oberfläche mit einem dichten

chromatischen Netzwerk bedeckt ist, zahlreich ins Protoplasma ausgestoßen. Öfters glaubte ich auch auf den Innenflächen der Nukleolen gegen die Vakuole zu Chromatinkörnchen wahrzunehmen. Der Hauptkern wird immer lichter, bis schließlich zur Zeit der Befruchtung nur mehr ein leeres, ziemlich grobes Maschenwerk vorhanden ist, das schnell verschwindet. Dagegen ist um diese Zeit das ganze Tier mit den ausgestoßenen Nukleolen erfüllt, auf deren Oberfläche das Chromatin zu einer sich homogenisierenden Kalotte zusammengeströmt ist. Die Kalotten werden mit Eisenhämatoxylin immer blasser blau färbbar und verschwinden bald, während die Nukleoli, anfangs dunkel blaugrau gefärbt, eine intensiv weinrote Färbung annehmen, die im Lauf der Rekonstruktion des Kernapparats in ein schmutziges Gelb übergeht, bis die Nukleolen schließlich unter Zerfall ganz aufgelöst werden. Bei den dem Untergang anheimgegebenen, aus den Reifeteilungen hervorgegangenen Nebenkernen wird zuerst die Membran körnig, um bald ganz zu verschwinden, so daß das zusammengeklumpte Chromatin ins Protoplasma zu liegen kommt. Nach Verlauf der ersten Teilung des Befruchtungskerns sind auch diese Klumpen verschwunden. Der alte Kernapparat wird somit nicht aus dem Tier ausgestoßen, sondern wohl verdaut, wie mir auch die Rotfärbung mit Hämatoxylin zu beweisen scheint.

Der von mir bei Didinium beobachtete Befruchtungsvorgang weicht von den bisher untersuchten Fällen in einigen Punkten ganz erheblich ab. Ist schon das außerordentliche Wachstum der Geschlechtskerne an sich auffallend, so noch viel mehr der verschiedene Grad hierin beim männlichen und weiblichen Kern, außerdem der häufige Unterschied im Verhalten des Chromatins bei den zweierlei Kernen. Über einen Größenunterschied der Geschlechtskerne konnte ich bei früheren Autoren keine Angaben finden, doch sind auf den Maupas'schen Bildern von Paramaecium caudatum die männlichen Kerne kleiner als die weiblichen, ohne daß er dessen im Text erwähnt. Ebenso sind nach den Hoyer'schen Bildern bei Colpidium colpoda die männlichen Kerne bedeutend kleiner als die weiblichen. Derartige Größenunterschiede auf Abbildungen sind jedoch nicht zuverlässig, da im Präparat die Kerne vielleicht nicht alle in der Zeichnungsebene orientiert waren. Maupas' Ansicht, daß das Geschlecht nur von der Lage der Kerne im Tier bestimmt sei, halte ich nach meinen Resultaten nicht für stichhaltig. Dies zeigt schon

der S. 239 geschilderte und in Fig. 23 wiedergegebene Fall eines männlichen Kerns, der ebensoweit von der Übertrittsstelle entfernt liegt, wie der weibliche, und dennoch zeigen beide Kerne die typischen Unterschiede.

Die Ursache der merkwürdigen Strahlungserscheinungen konnte nicht festgestellt werden. Bei Einzelligen wurden Strahlungen bisher meist nur bei gleichzeitiger Anwesenheit von Centrosomen beschrieben. Bei den Sphären an den Kernpolen von Noctiluca wird von Doflein entgegen den Behauptungen von Ischikawa und Calkins die Existenz von Centrosomen bestritten. Ferner beschreibt Schewiakoff (88) bei Euglypha noch vor dem Auftreten der Polkörperchen eine Strahlung an den Polen, die er als optischen Ausdruck einer Stoffaufnahme aus dem Plasma in den Kern ansieht. Speziell bei Infusorien werden den Befunden an Didinium sehr ähnliche Angaben gemacht von Hoyer über die Konjugation von Colpidium colpoda. Bei diesem Infusor treten nach der zweiten Reifeteilung um einen Kern Plasmaverdichtungen auf, die den Eindruck einer Strahlung hervorrufen, obwohl keine deutlichen Strahlen zu erkennen sind. Dieser Kern teilt sich in männlichen und weiblichen Vorkern. Bei der Teilung umgibt die Strahlung den Diaster gleichmäßig von allen Seiten. Beim weiblichen Kern wird die Strahlung schwächer und erlischt schließlich, beim männlichen verstärkt sie sich. Eine sich stärker färbende Protoplasmaschicht um die Spindeln und frisch geteilte Kerne wird von Prowazek (99) bei Bursaria truncatella erwähnt, ein heller, körnchenfreier Plasmahof um die gekreuzten männlichen Spindeln von Plate (88) bei Paramaecium aurelia. Will man bei Didinium nicht dem Verbindungsstrang centrosomatische Eigenschaften zuschreiben, auf welche Frage ich später zurückkommen werde, so kann man die Strahlungserscheinungen wohl nur auf die starke Stoffaufnahme der Kerne bei ihrem Wachstum vor der Befruchtung zurückführen. Dann würde sich auch erklären, warum die Strahlung bei anderen Infusorien nicht beobachtet wurde. Bei anderen Arten wurde nämlich nie eine so bedeutende Größenzunahme der Kerne nach der dritten Teilung beobachtet, ausgenommen bei Colpidium colpoda. Bei Vielzelligen wurden derartige Strahlungserscheinungen, unabhängig von der Anwesenheit eines Centrosoms, beschrieben von R. Hertwig (95) und H. King (00).

Die Tatsache, daß das Reststück bloß beim männlichen Kern erhalten bleibt, beim weiblichen dagegen niemals nachgewiesen werden konnte, dürfte wohl kaum genügen, eine Verschiedenwertigkeit der Kerne in ihren allgemeinen Eigenschaften anzunehmen.

Man könnte als Erklärung der Verschiedenheit annehmen, daß nur der männliche Kern nach der Teilung noch selbständige Bewegungen ausführen muß, die durch den Verbindungsstrangrest vermittelt werden. Es dürfte um so weniger angehen, auf diese Differenz der Geschlechtskerne von Didinium allgemeine Schlüsse aufzubauen, als bei keiner anderen Infusorienart ein analoger Befund vorliegt.

Ob allenfalls der Unterschied in den Plasmastrahlungen der beiden Kerne durch Verschiedenheiten in den Kernen selbst oder durch die Anwesenheit des Verbindungsstrangrestes beim männlichen Kern bedingt ist, konnte ich nicht entscheiden. Fast scheint mir das letztere der Fall zu sein. Schon die direkte Abhängigkeit des homogenen Plasmahofes von der Existenz und Größe des Reststücks deutet auf einen großen Einfluß desselben, ebenso die Gleichartigkeit der Strahlung bei beiden Kernen vor dem Durchreißen des Verbindungsstranges, schließlich auch das auf S. 241 erwähnte Vorkommen einer gleichartigen Strahlung bei beiden Kernen, wenn das Reststück fehlt. Ob ferner aus der variierenden Größendifferenz der beiden Geschlechtskerne und dem öfters beobachteten, vielleicht zufälligen, verschiedenen Verhalten ihrer chromatischen Substanzen eine Verschiedenwertigkeit der Kerne im allgemeinen abgeleitet werden darf, muß erst die Untersuchung an weiteren günstigen Objekten ergeben. Die bis jetzt allein stehenden, vielleicht durch die speziellen Verhältnisse der Art bedingten Kernunterschiede dürften wohl nicht ohne weiteres zu allgemeinen Schlüssen berechtigen.

Da bei Didinium Plasmaverschmelzung vollständig in Wegfall kommt, konnte ich vom Kernübertritt viel beweisendere Bilder geben als die bisherigen Untersucher der Infusorienkonjugation. Bezüglich der Frage, ob der männliche Kern sich aktiv oder passiv auf den weiblichen zubewegt, konnte ich zu keinen sicheren Resultaten gelangen. Ist einerseits die Erhaltung des Verbindungsstrangrestes gerade beim Wanderkern bis zum Übertritt sehr merkwürdig, so spricht doch andererseits sehr für Chemotropismus, daß sich der männliche Kern niemals gegen die Pellicula stemmt, solange die Geschlechtskerne des anderen Konjuganten noch nicht zur völligen Reife entwickelt sind, daß er sogar ins Innere des Tieres zurückwandern kann, wie in dem mehrfach angeführten Fall, in dem das zweite Tier erst in der zweiten Reifeteilung begriffen war.

Ob der Wanderkern nach seinem Übertritt eine Drehung von 180° ausführt, wie Hertwig bei Paramaecium aurelia nachwies, konnte ich wegen seiner kugligen Gestalt bei Didinium nicht sehen.

Da aber in den Fällen, in denen er in Spindelform übertritt, seine Spindelachse in der Längsachse des Tieres eingestellt ist, während die Befruchtungsspindel in einem Winkel von 90° dazu zu stehen pflegt, muß er sich wohl um diesen Betrag drehen.

Die Möglichkeit der Unterscheidung der beiderlei Kernelemente noch in den Tochterplatten der Befruchtungsspindel wurde bereits von früheren Autoren (Hertwig, Hamburger) betont. Sehr merkwürdig ist aber die vollkommen selbständige Spindelbildung der beiden Elemente innerhalb einer gemeinschaftlichen Membran in Fig. 29. Eine solche gegenseitige Unabhängigkeit der Spindeln kann ich annähernd nur auf den Maupas'schen Bildern von Onychodromus und Stylonichia finden.

Bezüglich des Ausstoßens des Nukleolus vor der dritten Teilung möchte ich bemerken, daß ein solches außer bei Metazoen auch bei Gregarinen beobachtet wurde von Léger bei den geschlechtlichen Teilungen von Stylorhynchus und vor ihm nach seiner Angabe von Cuénot, Mràzek und Siedlecki. Nur wird bei Stylorhynchus der Prozeß der Nukleolenbildung und Ausstoßung öfters wiederholt.

Wiederherstellung des normalen Zustandes.

Wir verließen den Befruchtungskern am Ende seiner ersten Teilung. Dieser folgt sehr schnell eine zweite. Ich fand manchmal in einem Tier bereits zwei Spindeln, während der andere Konjugant noch in der ersten Teilung begriffen war. Vor der zweiten Teilung wachsen die Kerne ganz bedeutend, und aus diesem Grunde lassen sich die einzelnen Phasen der Spindelbildung bei dieser Teilung am besten verfolgen (Fig. 34, 35). Die Durchmesser des Kerns in Fig. 34 betragen 10,5 : 9 μ. Das Vorhandensein von Chromosomen dauert bei den Teilungen nach der Befruchtung noch kürzer als vorher. Schon auf so frühen Teilungsstadien, wie in Fig. 36, sind sie in Körnchen aufgelöst.

Bei der Regeneration des Hauptkerns wurden verschiedene Variationen beobachtet, die ich im folgenden zusammenstellen möchte:

1. Nach der zweiten Teilung des Befruchtungskerns beginnt die Umdifferenzierung zu Haupt- und Nebenkernen. Eine Verschiedenheit der Polarität oder eine bestimmte Lage der Spindeln bei der zweiten Teilung konnte nicht festgestellt werden. Auch an den vier aus dieser Teilung resultierenden Kernen konnte eine anfängliche Verschiedenheit nicht bemerkt werden. Aus den vier Kernen entstehen zwei Haupt- und zwei Nebenkerne; die Hauptkerne ver-

schmelzen. Aus Tieren mit dieser häufigsten Regenerationsart sind die Fig. 37—41 entnommen.

2. Statt der Hauptkernverschmelzung erfolgt Zellteilung, wobei jede Teilungshälfte je einen Haupt- und einen Nebenkern erhält. Dieser Modus ist in Textfig. 5 dargestellt. Eine Zellteilung während und unmittelbar nach der zweiten Kernteilung geben auch die Textfig. 6 und 7 wieder. In Textfig. 6 sehen wir in jeder Zellhälfte je einen ziemlich großen Kern liegen, die beide, nach der

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

klumpigen Anordnung des Chromatins zu schließen, erst vor kurzem aus der Teilung hervorgegangen sind. Außerdem finden wir ein weiteres kleineres Kernpaar eben frisch geteilt noch mit lang ausgezogenem Verbindungsstrang, der wieder bis zum Chromatin reicht. Das ganze Teilungsgebilde ist auf dem Präparat seiner vollen Länge nach auf einem Schnitt getroffen. Der vordere große Kern und die beiden kleinen Kerne sind in Textfig. 8 nochmals bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Nach dem bedeutenden Größenunterschied und dem Reichtum der großen Kerne an achromatischem Kerngerüst zu schließen, dürfte es nicht zweifelhaft sein, daß beiderlei Kerne bereits begonnen haben, sich zu Haupt- und Nebenkernen zu

Fig. 8.

differenzieren. Da aber die eine Spindel zwei Nebenkerne liefert, muß die Differenzierung schon nach der ersten Teilung erfolgt sein. Im übrigen sah ich an dem Präparat auch, auf welche Art sich die beiden Konjuganten gegenseitig festhalten. Die Pellicula beider Tiere hat sich schon vollständig voneinander getrennt, und man sieht nur noch die Rüsselfibrillen beider Tiere ineinander greifen, die wohl auch die erste Anheftung der Tiere vermitteln. Das Tier der Textfig. 7 ist ebenfalls in Zellteilung begriffen, die aber noch wenig vorgeschritten ist. Das Kernpaar in der vorderen Zellhälfte hat seine Teilung noch nicht ganz vollendet, der Verbindungsstrang ist noch erhalten, doch ist seine Kontinuität in der Figur unterbrochen, da beide Kerne nicht auf demselben Schnitt getroffen sind. Ein ganz merkwürdiges Kernteilungsbild treffen wir in der hinteren Zellhälfte. Es ist auf zwei Schnitten getroffen, die in Textfig. 9 dargestellt sind. Leider ist das Tier mit Flemming'scher Flüssigkeit konserviert, durch die das Kerngerüst nicht sehr schön erhalten wird. Der große Kern ist länglich gestreckt. Trotzdem er noch vollkommen einheitlich ist, laufen axial durch seine ganze Länge sehr zahlreiche,

Fig. 9.

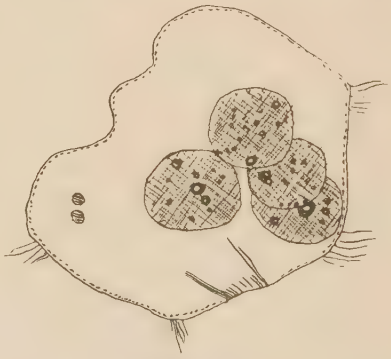

Fig. 10.

kräftige Fibrillen, die in ihrem Aussehen den Verbindungsstrangfibrillen vollständig gleichen. Die Fibrillen sind an dem einen Kernende viel zahlreicher entwickelt als an dem anderen und scheinen sich eben erst durch den Kern zu strecken. An den Enden der Fibrillen konnte ich keinerlei chromatische Elemente entdecken. Im übrigen ist der Kern von einem ziemlich feinen Retikulum durchzogen, das viele kleine, körnige Verdickungen zeigt, die ich für Chromatinkörnchen halte, zumal sie stets in den Knotenpunkten des Maschenwerks liegen. Leider ist das Kerngerüst durch die Konservierung zu schlecht erhalten, um ein sicheres Urteil zu gestatten.

Ich halte die beiden Kerne in der vorderen Zellhälfte für Nebenkerne. den im hinteren Abschnitt befindlichen für einen neu angelegten Hauptkern in Teilung, die amitotisch, aber unter Ausbildung eines Verbindungsstranges, verläuft.

3. Nach der zweiten Teilung entstehen vier Hauptkerne und keine Nebenkerne. Die vier Hauptkerne legen sich in einer Reihe aneinander und scheinen zu verschmelzen. Ob ein solches Tier lebensfähig ist, halte ich allerdings für zweifelhaft. In Textfig. 10 ist ein derartiges Tier, schräg durchschnitten, dargestellt.

4. Die vier indifferenten Kerne teilen sich ein drittes Mal unter gleichzeitiger Zellteilung. Die Spindeln liegen in der Richtung der Längsachse des Tieres orientiert, so daß je ein Tochterkern in je ein Tier gelangt (s. Textfig. 11). Da die Schnittserie des abgebildeten Tieres nicht vollkommen erhalten ist, konnte ich nur sechs Kerne finden, die alle gleichwertig aussehen. Ich wählte trotz der Unvollständigkeit der Serie dieses Präparat zur Abbildung, da bei keinem anderen Tier, das diesen Regenerationsmodus befolgt, die Teilung der vier Kerne so weit vorgeschritten ist, um die gleichmäßige Verteilung der Tochterkerne auf beide Zellhälften zu zeigen. Die weitere Regeneration dürfte wohl nach dem ersten Modus erfolgen.

Fig. 11.

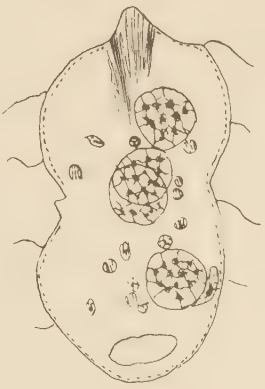

Fig. 12.

5. Die vier indifferenten Kerne teilen sich ein drittes Mal ohne gleichzeitige Zellteilung. Tritt diese nachträglich ein, so unterscheidet sich dieser Modus von dem vorigen nur durch die Verzögerung der Zellteilung. Siehe Textfig. 12. Es scheint mir aber, daß manchmal die Zellteilung unterbleibt und alle vier neu angelegten Hauptkerne verschmelzen wie beim dritten Modus.

Die Vereinigung der Tiere wird im allgemeinen kurz vor der Differenzierung der Kernanlagen aufgehoben. Bei der Regeneration nach dem zweiten Modus kann man noch vereinigte Tiere gleichzeitig in Zellteilung sehen. Der Rüsselapparat schließt sich noch während der Loslösung des Tieres zu seiner normalen Gestalt.

Es erübrigt noch, die Art der Umbildung der indifferenten Kerne zu Haupt- und Nebenkernen zu schildern. Fig. 37 zeigt uns ein frühes Stadium eines Hauptkerns. Er ist schon ziemlich stark angewachsen und dadurch ziemlich weitmaschig geworden. Die Membran schrumpft auf diesem Stadium sehr leicht. Die ursprünglich so kleinen Chromatinkörnchen sind zu ganz bedeutenden Chromatinklumpen herangewachsen. Gleichzeitig mit diesem Wachstum differenziert sich aus dem Chromatin die Nukleolarsubstanz des neuen Hauptkerns in Gestalt einer Anzahl mit Eisenhämatoxylin grau gefärbter Kugeln, die auf ihrer ganzen Oberfläche mit chromatischen Elementen bedeckt sind. Diese erscheinen nun als sehr kleine, dunkel gefärbte Chromatinkörnchen, welche von den Nukleolarkugeln weg zuerst aufs Kerngerüst in der nächsten Umgebung wandern, um sich allmählich immer weiter auszubreiten. Im gleichen Maße, als sich das Kerngerüst mit chromatischen Teilchen belädt, durchzieht es den Kern immer dichter in feinmaschigen Bändern, bis es schließlich den ganzen Innenraum des Kerns ausfüllt. Es zieht sich nun von den allmählich homogen grau und vakuolig gewordenen Nukleolen zurück, so daß diese in kleine, helle Höfe zu liegen kommen. Durch Verschmelzung mehrerer erhalten sie manchmal ziemlich bedeutende Größe. Schon auf ziemlich frühen Stadien der Neubildung des Hauptkerns kann man manchmal an den Nukleolen einen dunklen Saum bemerken, der demnach wohl kaum auf Degeneration zurückzuführen ist, wie Thon diese Erscheinung zu erklären sucht. Die beiden Hauptkernanlagen legen sich nun eng aneinander, platten sich gegenseitig immer mehr ab, bis schließlich an ihren Berührungsflächen die Membranen schwinden (Fig. 38). Der so entstandene einheitliche Hauptkern braucht sich nur noch etwas in die Länge zu strecken, um seine normale wurstförmige Gestalt zu erhalten.

Dem Hauptkernstadium in Fig. 37 entsprechen die Nebenkerne in Fig. 39, welche demselben Tier entnommen sind. Sie haben an Größe abgenommen und tropfenähnliche Form erhalten. An ihrem spitzen Ende bildet sich allmählich ein langer feiner Faden aus, der auf dem abgebildeten Präparat bei beiden Kernen abgeschnitten ist. Das Chromatin hat sich auf einen Haufen zusammengedrängt, die Kerngerüstmaschen in der Umgebung desselben sind ziemlich weit.

Noch bevor sich die beiden Hauptkerne vereinigt haben, rücken die Nebenkerne an sie heran, meist jeder Nebenkern zu einem anderen Hauptkern, und legen sich dicht an sie an, wobei der lange fadenförmige Fortsatz mit der Hauptkernmembran zu verschmelzen scheint (Fig. 40). Beide Linien gehen so ineinander über, daß man ihre Vereinigung nicht sicher sehen kann. Bei Isolierung der Kerne auf diesem Stadium durch Zertrümmern des Tieres unter dem Deckglas blieb der Nebenkern fest mit seinem Hauptkern vereint. Auf der gezeichneten Figur ist ferner der starke Schwund des Kerngerüstes zu bemerken. Der Kern braucht sich nur mehr zu einer Kugel zu kontrahieren, um die normale Form des Nebenkerns zu gewinnen. Vielleicht ist der Verbindung von Haupt- und Nebenkern keine weitere Bedeutung zuzumessen als die, daß es für den Nebenkern notwendig ist, sich gegen die besonders beim Fressen sehr heftigen Plasmaströmungen zu schützen. Eine Verdrängung aus seiner centralen Lage könnte bei Teilungen für das Tier schädliche Folgen haben. Dieser Auffassung scheint allerdings die Tatsache zu widersprechen, daß bei hungernden Infusorien der Nebenkern sich vom Hauptkern häufig entfernt, doch werden ihm in derartigen Zuständen auch nicht die Gefahren drohen, wie zur Zeit der Assimilation. Während des Ausbildungsprozesses des Nebenkerns sah ich häufig einen in der Längsachse des Kerns verlaufenden ziemlich feinen, mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Faden, der entweder vom zusammengeklumpten Chromatin bis zu einer Kernspitze, oder von Spitze zu Spitze verlief, aber immer unter Berührung des Chromatins. Er ist in Fig. 41 dargestellt, auf der die chromatische Platte quer getroffen ist. Ich weiß mir für diese Erscheinung keine andere Erklärung als die, daß der Faden mit der Verbindungssubstanz identisch ist. Hierfür dürfte auch das in Fig. 42 wiedergegebene Teilungsbild eines Nebenkerns eines nicht konjugierten Tieres sprechen, bei dem der Verbindungsstrang über die chromatische Substanz hinaus durch den ganzen Tochterkern reicht, ja sich gegen die Kernspitze noch gabelt. Am hinteren Ende ist der Strang bereits abgerissen. Ob das Gebilde ganz normal ist, konnte ich leider nicht prüfen, da ich keine weiteren ähnlichen Teilungsstadien mehr fand.

Anschließend an die Fig. 42 möchte ich gleich die Frage behandeln, ob der Verbindungsstrang im Protoplasma aufgelöst wird, wie Maupas annimmt, oder ob er in die Tochterkerne einbezogen wird gemäß der Ansicht Bütschli's und Hamburger's. Daß die Hauptmasse des Verbindungsstranges bei den Reifeteilungen von Didinium resorbiert wird, habe ich bereits S. 7 erwähnt. Ich habe

oft die nicht zu verkennenden fibrillären Stränge mit freien Endigungen im Plasma liegen gesehen. Der besprochene frisch geteilte Nebenkern in Fig. 42 dürfte aber dafür sprechen, daß der innerhalb des Kerns liegende Teil des Verbindungsstranges auch in den Kern aufgenommen wird. Zur weiteren Stütze dieser Annahme möchte ich noch die Fig. 43. 44 geben. Fig. 43 stellt einen aus der dritten Teilung nach der Befruchtung hervorgegangenen Kern dar, bei dem der Verbindungsstrang an der Membran abgerissen ist. Der zwischen Chromatin und Kernmembran liegende Teil des Verbindungsstranges scheint sich zusammenzuziehen und sich dabei an seinen Enden zu verdichten. Zwischen diesen verdichteten Enden ist er deutlich der Länge nach gefasert. Der Kern der Fig. 44 steht kurz nach der ersten Teilung des befruchteten Kerns. Daß er frisch geteilt ist, beweist das noch zu einem Klumpen zusammengeballte Chromatin. An der Membran liegen zwei verschieden große ringförmige Körper. An dem größeren derselben kann man durch Verändern der Einstellung feststellen, daß er nicht kugelförmig ist, sondern ein schräg nach abwärts verlaufendes Ovoid. Die Entstehung dieser Körper erkläre ich mir durch weitere Kontraktion des Verbindungsstranges von Fig. 43. Die Anwesenheit von zwei Ringen in einem Kern dürfte meiner Annahme kaum widersprechen, da sich ja der Verbindungsstrang an seinem Ende häufig gabelt (Fig. 21). Außerdem sah ich in den anderen, allerdings wenigen Fällen, wo ich den Ringkörper noch beobachten konnte, nur je einen. Der Nachweis des Körpers ist deshalb so selten zu führen, weil er nur bei rein seitlicher Ansicht als sicher innerhalb der Kernmembran liegend nachgewiesen werden kann. Auch vor der Befruchtung konnte ich an frisch geteilten Kernen derartige Ringe an der Membran konstatieren, wollte sie aber dort nicht besprechen, da man bei den Reifeteilungen an die Möglichkeit einer Verwechslung mit Nukleolen denken muß; nach der Befruchtung dagegen konnte ich echte Nukleolen niemals beobachten, sie müßten also an den frisch geteilten Kernen plötzlich auftreten, um bald wieder zu verschwinden. Zudem grenzen bei den Nukleolen der Reifeteilungen die Vakuolen an die Grenze der Sichtbarkeit, während bei dem Ringkörper der lichte Innenraum so groß ist, daß sich die Ringe nur wenig vom Retikulum abheben, so daß ich sie erst bei der letzten Durchsicht meiner Präparate entdeckte.

Ein Blick auf die Fig. 9. 17, 21, 33 wird wohl niemand daran zweifeln lassen, daß der Verbindungsstrang wirklich das teilende Organ des Kerns ist, wie schon Hertwig (95) behauptet. Ich wüßte

wirklich nicht, welche Kraft am Pol ziehen sollte. Das äußerst zarte Retikulum ist dazu sicherlich nicht imstande und ebensowenig die Chromosomen, die besonders bei den Reifeteilungen als kleine Körnchen auf den kräftigen Verbindungsstrangfasern aufsitzen, deren mächtiges Wachstum in diesem Falle auch gar nicht motiviert wäre. Ferner müßte bei Zug vom Pol her das Retikulum zu diesem konvergieren, statt, wie häufig zu sehen, von den Verbindungsstrangfasern weg nach den Seiten hin zu divergieren. Am meisten dürfte für die Teilungskraft des Verbindungsstranges der auf Seite 22 besprochene und in Textfig. 9 abgebildete Fall einer amitotischen Teilung unter Ausbildung des Verbindungsstranges sprechen. Diese teilende Funktion in Verbindung mit seinem unleugbaren Einfluß auf die Strahlungserscheinungen beim männlichen Kern ließen mich an eine physiologische Verwandtschaft des Verbindungsstranges mit dem Centrosom denken, zumal ja auch Hertwig bei Actinosphaerium die Entstehung des Centrosoms aus dem achromatischen Kerngerüst nachgewiesen hatte. Eigentümlich ist wohl auch der Umstand, daß ein Verbindungsstrangrest gerade beim Wanderkern so konstant und deutlich erhalten bleibt, dem einzigen Kern, der nach der Teilung noch eine selbständige Bewegung auszuführen hat. Gegen die Annahme spricht allerdings die Tatsache, daß bei der Teilung des Geschlechtskerns der Verbindungsstrang selbst keine Strahlung auszulösen vermag. Dagegen deutet die Ähnlichkeit im Verhalten des Verbindungsstranges mit der bei Noctiluca beschriebenen Centralspindel und dem als Nukleolo-Centrosoma oder Karyosom bezeichneten Binnenkörper bei sich teilenden Flagellatenkernen auf eine Verwandtschaft mit diesen centrosomatischen Gebilden hin.

Der Vergleich des Infusoriennebenkerns mit dem Centrosom wurde unter mehrfachen Korrekturen bereits des öfteren durchgeführt, doch veranlaßten mich verschiedene nicht genügend aufgeklärte Punkte über die Nebenkernteilung bei anderen Infusorien, erst nach Sammlung weiteren Materials an anderen Infusorienarten die Ausführungen der verschiedenen Autoren zu besprechen.

Die beschriebene Entstehung der Nukleoli beim neugebildeten Hauptkern ist vollkommen gleichartig mit der Bildung des Nukleolarkörpers aus den Chromatinbrocken bei Actinosphaerium. Hertwig (92) sagt hierüber: „Junge, eben erst aus der Teilung hervorgegangene Kerne zeigen nämlich eine vom Centrum ausstrahlende Chromatinrosette. Der Nukleolarkörper wird erst allmählich deutlich, indem das Chromatin gleichsam nach der Peripherie abfließt.“ „Chromatinbrocken werden um so mehr zu Nukleoli, je mehr sie das Chromatin

an das Kernnetz abgeben.“ In derselben Abhandlung sagt Hertwig: „Umgekehrt kann es aber auch wieder zur Vereinigung beider Substanzen kommen. So habe ich es oben für die Kerne hungernder Tiere geschildert.“ Ich kann auch diesen zweiten Befund an Didinium bestätigen, bei dem im Laufe der Encystierung die Nukleoli allmählich ganz verschwinden. Vielleicht kann ich über diesen Prozeß später noch ausführlicher berichten.

Literaturverzeichnis.

Balbiani, G.: Recherches sur les phénomènes sexuels des infusoires. Journ. de la physiol. Bd. IV 1861.

: Les organismes unicellulaire. Journ. de Micrographie Bd. V 1881, Bd. VI 1882.

Bütschli, O.: Studien über die ersten Entwicklungvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. X 1876.

—: Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1887—89.

—: Über die sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg 1892.

Calkins, G. N.: Studies on life history of Protozoa. I. The life cycle of Paramaecium caudatum. Arch. Entwickl. Mech. Bd. XV. — II. The six hundred and twentieth generation of Paramaecium caudatum. Biol. Bulletin of the Marine Biol. Laboratory, Woods Hall, Mass. Bd. III.

Doflein, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen IV. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIV.

Engelmann, Th. W.: Zur Naturgeschichte der Infusionstiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI 1862.

—: Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morph. Jahrb. Bd. I 1876.

Goldschmidt, R.: Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb. Bd. XXI 1905.

Hamburger, C.: Die Konjugation von Paramaecium bursaria Focke. Arch. f. Protistenk. Bd. IV 1904.

Heidenhain, M.: Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXIII 1894.

Hertwig, R.: Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jen. Zeitschr. Bd. XI.

—: Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. II Bd. VII Abt. I 1889.

—: Über Befruchtung und Konjugation. Verh. d. deutschen zool. Ges. 1892.

—: Über Centrosoma und Centralspindel. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1895.

—: Über die Bedeutung der Nukleolen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1898.

—: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. II Bd. XIX Abt. III 1898.

—: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München (Lehmann) 1903.

: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschr. f. Haeckel. Jena (G. Fischer) 1904.

Hoyer, H.: Über das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors Colpidium colpoda St. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV 1899.

Jickeli, C. F.: Über die Kernverhältnisse der Infusorien. Zool. Anz. Bd. VII 1884.

Ishikawa, C.: Studies of reproductive elements II. Noctiluca miliaris Journ. of the College of sc. Imp. Univ. Japan Bd. VI 1894.

—: Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Journ. Sci. Coll. Imp. Univ. Tokyo Bd. XII 1899.

Kasanzeff: Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich 1901.

Keuthen, J.: Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX.

King, H.: The maturation and fertilization of the egg of Bufo lentiginosus. Journ. of Morph. Bd. XVII 1900.

Lauterborn, R.: Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig (W. Engelmann) 1896.

Laveran et Mesnil: Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des Trypanosomes. Comptes rendues de la Soc. de Biol. Bd. LIII 1901.

Léger, L.: La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. III 1904.

Maupas, E.: Sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et genér. ser. II Bd. VI 1888.

—: Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et genér. ser. II Bd. VII 1889.

Plate, L.: Protozoenstudien. Zool. Jahrb. morph. Abt. Bd. III 1888.

Prowazek, S.: Protozoenstudien I. Arb. a. d. zool. Inst. Wien Bd. XI 1899.

—: Die Kernteilung des Entosiphon. Arch. f. Protistenk. Bd. II 1903.

—: Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX 1904.

—: Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XXII 1905.

Schaudinn, F.: Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitz.-Ber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Bd. XXXVIII 1894.
Über das Centralkorn der Heliozoen. Verh. d. deutschen zool. Ges. 1896.

—: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. aus d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX 1904.

Schewiakoff, W.: Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. XIII 1888.

Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig (Engelmann) 1859.

Steuer, A.: Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. III 1904.

Thon, K.: Über den feineren Bau von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. V 1905.

Curriculum vitae.

Hans G. H. Prandtl wurde geboren in Hamburg am 19. Dez. 1881 als Sohn des Braumeisters Antonin Prandtl aus München. Nachdem die Familie im Jahre 1884 nach München übersiedelt war, besuchte er dort die Volksschule, später das kgl. Luitpold- und Theresiengymnasium und absolvierte an letzterer Anstalt im Jahre 1901. Vom Herbst des Jahres 1901 an besuchte er die Ludwig-Maximilians-Universität in München, wo er sich dem Studium der Naturwissenschaften und besonders dem der Zoologie widmete.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdruckerei), Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdruckerei)
Naumburg a. S.